



TITLE:

2.神経生理学の立場から(Ⅱ 総説 霊長類学への展望)

AUTHOR(S):

久保田, 競

CITATION:

久保田, 競. 2.神経生理学の立場から(Ⅱ 総説 霊長類学への展望). 霊長類研究所年報 1971, 1: 24-28

ISSUE DATE:

1971-09-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/160476>

RIGHT:

10. Gregory, W. K. (1910): The orders of mammals. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 27, 1-524.
11. Hofer, H. (1963): Die Situation und die Bedeutung der Primatologie. Z. Morph. Anthrop. 53.
12. Huxley, T. (1863): *Evidence as to the Man's Place in Nature*.
13. Kroeber, A. L. (1948): *Anthropology*.
14. Mayr, E. (1950): Taxonomic categories in fossil hominids. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 15.
15. Remane, A. (1956): Methodische Probleme der Hominidenphylogenie III. Z. M. A. 48.
16. Remane, A. (1952): *Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig.
17. Remane, A. (1954): Morphologie als Homologienforschung. Verh. Deutsch. Gesell.
18. Schultz, A. H. (1970): The Rise of Primatology in the Twentieth Century. II. International Congress of Primatology.
19. Tyson, E. (1699): *The Anatomy of a Pygmy compared with that of a Monkey, an Ape and a Man*.
20. Vogel, C. (1870): Gegenwärtige Probleme der Morphologie in der Stammesgeschichte von Primaten und Mensch. Z. Morph. Anthrop. 62.
21. Washburn, S. L. (1963): Behavior and Human Evolution. Viking Fund Pub. in Anthrop. No. 37.
22. Weber, M. & Abel, O. (1927/28): *Die Säugetiere* I. Fischer.

2. 神経生理学の立場から

久保田 競

はじめに

生機学は生命現象を対象とする自然科学である。生命現象とは生体に特有なる「活動」の表現であるが、生体は「生」体なるが故に、その活動には「動」的機能的一面があり、生「体」なるが故に「静」的形態的一面がある。従来普通には、主として前者を研究対象とするものを生機学とし、主として後者を研究対象とするものを生物学ないし形態学（広義の）として居るが、前者はいわば生きて居る「こと」の表現であり、後者はいわば生きて居る「もの」の表現であるから、共に生命現象の一部として広義の生機学の一部をなすものでなければならない。即ち生機

学は生きて居る「ものごと」の具体的把握を目指す自然科学である。

所謂生機学の研究には物理学的または化学的方法を応用する。生機学の中で主として物理学的方法を応用する部門を生理学 (Biophysik) と言う。即ち物理学の生機学である。これに対して、主として化学的方法を応用する部門を生化学 (Biochemie) と言う。即ち化学の生機学である。

ここに引用したのは橋田邦彦（元東京大学医学部生理学教授、元文部大臣）が「生理学要綱」（大正12年初版、南山堂）という名の学生講義用の生理学の教科書の最初のページに記している生機学の説明である。橋田のいう生機学という術語は今ではあまり使われないが Physiology の訳語でそのうち物理学的方法を応用する部門を生理学 (Biophysik)、化学的方法を応用する部門を生化学 (Biochemie) と2大別している。この生機学は今日の言葉でいえば Life Science がそれにあたると思われる。生命現象を対象とする自然科学も生理学と生化学ではなくなっている。橋田のいった意味での Biophysik という言葉に今では Physiology という言葉があてられている。しかし Biophysik も生理学という言葉とならべて使われる場合がある。例えばアメリカで生理学教育一般によく使われている3つの教科書のうちの1つに Howell-Fulton-Ruch-Patton の教科書があるが、19版（1965年）からは Physiology and Biophysics という題になっており、Ruch がかつて主任であり Patton が現に主任である生理学教室の名前は Dept. of Physiology and Biophysics, Univ. of Washington School of Medicine で2つの言葉が並列されている。19版の序文で Ruch は Biophysics という言葉で表現されることの意味をつぎのように説明している。Biophysics にいろんな同義語や定義の仕方があり、最も簡単にいって、"the physics and physical chemistry of the organism at all levels from the subcellular through the cells and organs to the standpoint of control systems." で、さらに、「Biophysics の同義語として Physical Biology や quantitative biology がある。なぜなら機能の研究は数学的な表現や分析、さらにモデル化を強く必要とするからである」、とのべている。生理学を広義に解釈すれば（主として物理学方法で生体の働きを研究するもの）、Ruch, Patton のいう Biophysics も含まれてしまうので Physiology and Biophysics でひっくり返して「生理学」といってよい。橋田邦彦の古い文章を冒頭に引用したのも「生理学」への理解が筆者の理解と非常に似ているからに他ならない。

生理学は多くの分野にわけることができる。例えば筋生理学、比較生理学、一般生理学、感覚生理学など。いずれの分野でも organism の働きを形態学的構造と物

表1 Journal of Neurophysiology に発表された最近15年間のサルの文献

年 度	論文数	サルを使った論文の数	急性	慢性	単一レベルで仕事		慢性で脳と行動との関係を大まかにしらべた研究	使われているサル
					急性	慢性		
1957	33	5	3	2			2	R.m.(3) S.s.(2)
1958	44	4	3	1	1		1	R.m.(3) Cebus(1)
1959	51	6	1	5		1	4	R.m.(6)
1960	48	2	1	1			1	R.m.(2)
1961	44	3	2	1			1	R.m.(2)
1962	47	2	1	1			1	R.m.(2)
1963	54	4		4		4	0	R.m.(4)
1964	61	6	3	3		2	1	R.m.(4) S.s.(1) Cynomalgos(1)
1965	64	8	4	4	2	2	2	R.m.(5) S.s.(2) Cynomalgos(1)
1966	61	5	2	4		3	1	R.m.(4) S.s.(1) Aotus(1)
1967	82	8	6	2	3	1	2	R.m.(2) S.s.(2) Cynomalgos(1)
1968	72	7	3	4	2	3	1	Speciosa(1) Nemestrina(1) Papio R.m.(4) S.s.(8) (1)
1969	75	9	1	8		7	1	R.m.(8) Tree shrew(1)
1970	56	6	1	5	1	5	0	R.m.(4) S.s.(2)

R.m. Rhesus mulatta; S.s. Saimiri sciureus.

理的、化学的過程との関連の上で記述し理解するのである。外界とのかかわり合いのうえでどの種の動物のどんな機能をとりあげても全く同じものはない。他の種の動物と共通な面とそれのみ個有の特殊な面があるので、ヒトや霊長類を含めて、その生体のための生理学が必要であろう。どんな種のものであれヒトを含めて地球上に生存している種は自然淘汰により特有の環境に特異的に適応しておりまたどんな種もその祖先の性質を受けついだ性質をもっている。

「神経生理学」(Neurophysiology) は「神経系」を取り扱う「生理学」であり、他の器官の生理学よりも神経系そのものがコントロール、調節の面に関与してくるので当然のことながらその面への配慮が他の生理学分野よりも強い。

サルを使つての神経生理学的研究の最近の動向を知る1つの資料として Journal of Neurophysiology に投稿される論文の数と性質を調べてみた。この雑誌は約30年の歴史をもち最近ではアメリカ生理学会の機関誌になったが世界中の「神経系生理学」者が投稿する国際的性格をもった雑誌である。この雑誌の目標は次のようである。“The aim of Journal of Neurophysiology is to provide a channel for publication of original contribution on the function of the nervous system, peripheral and central. Materials submitted may include any phase of the subject amenable to experimental analysis.” こ

の雑誌に発表された最近15年間のサルの文献の年度別の数を表にしてみた(表1)。1960年代になってふえる傾向のあることがわかる。使用しているサルの種類はアカゲザルが半数以上を占め、ついでリスザルである。研究のやり方について比べてみると1962—1963年を境にして大きく変っている。それまでのサルの発表論文は慢性動物を使った場合には第1に医学畑の人の破壊後の脱落症状の記載、第2は心理畑の研究が多く、急性実験と慢性実験とがほぼ同数ある。急性実験では脳内外の電位の分析が主である。1964年以降は神経細胞の単一活動の性質をしらべる論文が主となる。しかも慢性状態で行なうものが急にふえている。これは神経生理学の発展を如実に反映しているもので、単一レベルで活動を追及できるようになったからである。1926年 Adrian と Zotterman がカエルの筋より単一の筋単位の活動を記録したのが1個の細胞での働きを調べられるようになった。1950年代にえられた、より下等な動物で記載された神経細胞の活動の基本様式の知識をもとにしてヒトに近いサルでの機能をしらべる人がふえたからに他ならない。1963年以前に主流だった研究は省りみられなくなったのではなく、他の雑誌に投稿されることが多くなったと思われる。医学と関連する記事は Experimental Neurology, Electroencephalography and Clinical Neurophysiology に、行動研究と関連するものでは Journal of Comparative Physiological Psychology や Physiology and Behavior といった雑誌に多くみら

れるようになったためと思われる。1964年頃からの慢性の研究では単一レベルでの研究と直接結びついた基礎づけを行なうものが多くなっている。

霊長類学と神経生理学

霊長類研究所での神経生理学的研究は他の研究機関での神経生理学的研究と単に霊長類という実験材料が違うだけのものとなつてはならない。本研究所の設立目的は「霊長類の本態をその社会、生態の分野のみにとどまらず形態、生理、遺伝、行動などの各方面から統合的に追求して、霊長類の適応の機構ひいては人種の起源と進化のすがたを解明する。そのためにはサルの生物学的特性の検索、その行動の基礎的研究を行ない、霊長類の生物学的な位置、特にサルとヒトとの類縁関係を究明することが肝要である」とあるように、各方面からの総合的 pursuit とヒトとの関連が強調されている。総合的ということであらゆる分野の知識のよせあつめ、百科辞典的、名店街的なものを求めるのではなく、人類への進化の姿、ヒトとの類似関係、つまり「Anthropocentricity」な考え方が前面に出てきている。

研究所の中で「霊長類学」という言葉にしばしばふれるようになり「霊長類学とは何か」という問いかけは機会あるごとにしてきたが、筆者に十分に納得の行く説明は今までに一度もなかった。この学の内容、性格、体系などは現在でははっきりきめられないもので、近い将来いろんな分野からのアプローチによって統合化される体系であるという答をだした人がある。であるとすればこれは生理学、形態学、心理学、生態学といった研究の方法論をはっきりともった学問と同列に扱うことができず霊長類学を扱ういくつかの学問の総称と考えられる。人類を重視する立場にたったサルを扱う学問分野といってよいのだろうか。

研究所内にはいろんな学問分野で訓練を受け、価値観、世界観の違った人が集まっており、それらの人達が「霊長類学」という時、少しずつニュアンスの違った説明がなされ、一般に納得された定義が筆者にはよくわからず困っている。

Primate 学 という 言葉 を 最初 に 使 っ た の は 文 献 上、筆者の知る限りでは現在メアトルにあるワシントンの霊長類研究所々長である T.C. Ruch が、Yale 大学医学部生理学教室にいた頃まとめた *Bibliographia Primatologica* (1941年 Charles C. Thomas) である。この本の序文を書いた J.F. Fulton によれば

"Dr. Ruch has followed Linnaeus in adopting the term "primate," and in the title of his bibliography he has introduced a new and useful derivative "primatology." とありこの本が

「霊長類学」Primate 学 という 言葉 を は じ め て 導 入 したようだ。そして Ruch のはしがきによればこの本は "Primate biology" の全分野をカバーする bibliography であり、Ruch の解説を読む限りは Primatology を primate biology と同じ意味に使っていると思われる。この本の副題はヒト以外の primate の分類された Bibliography であつて次の分野が記されている。Anatomy, Embryology and Quantitative Morphology; Physiology, Pharmacology and Psychobiology; Primate phylogeny and Miscellaneous.

Ruch 以後 primatology がどういう意味で使われたか筆者は十分な知識をもっていない。Ruch はヒトを区別して考え、「霊長類の生物学」の代名詞と考えたように霊長類学を理解したい。このような意味での primatology は本研究所の目的を十分に表現した内容であると思う。霊長類学という言葉は新しく知らない人が多いので primate biology も同義語として使ってよいと筆者は考える。アメリカのディビスにある National Institute for primate biology は primate biology を研究所名に含めているのでその理由を創立関係者にきいてみたところアメリカ内で7番目につくられた霊長類の研究所だったので他のすでに作られている6つのものと区別するため政治的考慮からつけただけで深い意味はないという答をえた。霊長類学に特に深い意味づけをしないで霊長類生物学と同義語とすれば、あえてわかりにくい言葉を使うことはないと思うが……。

脳研究に4本の柱

霊長類の脳は他のものよりも相対的に巨大となり（とくに高次の部位が）その行動における意義が一段と大となっていると思われるのでこれの研究は霊長類研究所で行われるべき器官である。脳の働きを理解するためには4つの柱があると筆者は考えている。霊長類の脳の働きを知るためにもそれは例外ではない。電気生理学、行動学、生化学、形態学（ミクロとマクロ）の面からのアプローチが必要でどの専門分野が欠けても片ちんばだといえる。脳の細胞が働くときにおこる膜の分極、つまり電気現象そのものが興奮を媒介にしているので、これに直接手を加える電気生理学（ほぼ神経生理学と同義）が第一義的に必要である。これの発展を望むためには脳の働きと不可分の関係にある形態学の人との協力が必要である。この考えは19世紀末より神経生理学者に受け継がれてきている。単一レベルでの細胞内の活動をしちべることが可能となった現代では、ミクロのレベルで（普通の光学顕微鏡、電子顕微鏡、スキャニング電子顕微鏡）の

利用で形態的側面と線維連絡を追求する人との協同研究が必要である。形態と機能とが不可分の関係にあることは、公理のようなものと考えられ証明することはできない。しかし種々な形態のものに種々な働きが関連していることからすればその関係の成立を疑うことが出来ないという立場（信念）である。また行動学の専門家の必要性も十分認識しなければならない。脳をブロック・ボックスとみて刺激と反応の関係を明確に記載しその内部にある過程を推測する人なくしては脳が働いたときにおこる筋活動の複雑なパタンのもつ意味を明らかにすることは出来ない。行動の記載法が明確にされて来た現在、行動学も生理学的研究の1つの手段となったといえる。脳の一部に傷をつけ、その結果おこる行動の変化を測定して脳内機構をさぐる試みは、古くは神経生理学者や心理学者によって行なわれてきた。しかしこのような研究は前述の心理学や神経生理学とはとりあげる行動、脳への具体的な関心が共通の面が多いが違った所も多く、特別の分野として存在する必要がある、今日 Physiological Psychology, Neuropsychology, Psychobiology と呼ばれるものがそれに当るであろう。このようなアプローチでは記憶や学習といった高次の機能を理解できないという悲観論が過去に出されたことがあるが、最近の研究成果から陰をひそめた。このような分野も霊長類の脳の研究に必須で、近い将来、神経生理学と心理学の境界領域として、生理学的心理学として分化すべきである。脳の生化学は1960年代になって脳研究の一分野として認められてきたもので、脳内の物質の分析から出発して物質的変化の動的側面が調べられるようになった現在、脳の働き、形態、行動の背後にある物質的基礎を明らかにする Neurochemistry が4本の柱のうちでも究極的にはもっとも重要視されねばならない。霊長類研究所内に今欠けている霊長類の脳を知るための2本の柱、生化学、ミクロ神経解剖学が近い将来につくられることを霊長類学の発展のため、切に望むのは上述のような理由からである。

当研究所内での神経生理学の当面の問題

昭和42年度に神経生理研究部門ができ、時実利彦氏が併任教授となられ(昭和42年7月)、少しおくれて筆者が助教授として着任することになった(昭和42年9月)。この時に神経生理部門の研究方向を相談した結果、本研究所の神経生理研究部門の設立目的に合う研究をテーマにしてとりあげることに(霊長類の行動の神経生理学的基礎の研究)にした。霊長類の行動の研究と一口にいてもいろいろのことが考えられるが、霊長類になってもっとも形態的に特徴があって他の動物ではみられないような場所の研究、霊長類の特殊性が十分生かされる場所は

何といっても新皮質であり中でも運動野よりも前の部分であろうと考えた。技術としては当時すでに、その技術的問題をほぼ開発していた先駆者 E.V. Evarts のやり方(慢性でニューロン活動を記録する方法)と同様なやり方で前頭葉が関与する行動のニューロン機構(相関関係、因果関係の解明)をしらべることが当部門での研究テーマとして意義があると考え積極的に推進することにした。このような研究題目で前頭前野に接近することは前人がやっていないことなので成功する見通しはなかったし、自信はなかったが(ことに生理学者からみると極めて複雑な行動を正確に記載することに自信がなかったが)、このような研究に協力してくれる人の人選をはじめた。神経生理の助手席のうち1つは、時実教授併任のポストに河合氏が助教授になられ河合氏の協同研究者のために用意し、吉場氏が着任された。やがて二木宏明氏がためらいと周囲の反対のあと移籍を承諾され、東京大学教養学部の助手より移られた。昭和43年1月のことである。このような人的配置の事情があったので神経生理学で、運動機能の解析と併立する大きな分野である感覚の生理学、日本でサルを使って立派な仕事をやれる人(何人かの人がおられるが)を招くことは断念せざるをえなかった。(霊長類の感覚生理学を出発させることができなかったので当部門の出発にあたって間違いを犯したのではないかという憂いは今も消えていない。)二木氏とはまず実験室を整備して実験が行なわれるようになったら練習問題的な研究(やれば必ずポジティブな結果がでるようなもの)をやって技術問題を解決したのち、前頭葉のニューロン活動をしらべることにした。手初めに「遅延反応」に関与する細胞活動を背外側部から記録しようとした。そして第1期工事の完成後43年9月17日、創設々備費で買い込んだ装置(大部分東大脳研究所に保管中)とニホンザル1匹と一緒に犬山に移ってきた。練習問題としては口の閉開運動に関する運動野の関与をしらべることにしたが慢性で細胞活動を記録する技術面と設備は1ヵ月位で解決し、一応の結果を示したので、44年5月から前頭葉に取りくむことにした。若干の試行錯誤のあと遅延交代反応の学習のさせ方を確立し、その細胞活動を6月からとりはじめた。この間、訓練法について二木氏の創意工夫は大きなものであった。この研究は現在ではじめて2年でまだとやかくいう程のデータを得た訳ではない。予備的なデータは、2回の学会発表と論文1(印刷中)、目下書いている2論文があるのみで、前頭葉の働きをしらべる大目標から見るとほんのとりえない知見を得たにすぎない。また遅延反応のニューロン機構を明らかにしたというにはまだまだ程遠いのである。また得られたデータより新しい可能性が生まれてす

でデータが混乱してきている面もある。ともあれこの研究はしばらく続ける責任があると思っている。研究活動遂行にご協力くださった研究所の人々、神経生理部門で働いてくださった人々に感謝したい。

45年度から3年間にわたる一般研究Aによる財政的援助は神経生理部門、初期の経理管理の不備と昭和44、45年度共同利用研究を实行するためにおこった赤字を減らすのにあずかって力があつた。43年度4月、社会部門の新設により吉嶋氏が社会部門に移られ、助手席1をうめることが可能となり、運動発現のニューロン機構を従来の神経生理学的方法(超微小電極法)で追求すべく城所良明氏を迎えることになったが、本人が霊長研に移る前に行なっておられた研究(研究ライギョの動脈神経核内のシナプス機構)の完成の必要とその時期に開催されたシンポジウムに渡米、昇任人事のため順天堂大学医学部に講師として移られた(44年3月)。空いた助手席には、運動機能の解析を志す人を中心に人選を考えたが若干の曲折のあと東大医学部大学院を修了された松波謙一氏が着任された(44年7月)。氏は大学院時代、ネコで視覚系皮質のニューロン機構を細胞内記録法で解析しておられたが、この技術で単に視覚系の情報処理のみならず視覚→筋運動に分在する脳内機構の解析に興味があり、霊長研で研究をやることに意義を見出された。そのためにも慢性状態で細胞活動を導出する技術は重要なものであるので筆者と随意運動における筋紡錘よりの反射性フィードバック情報の役割を明らかにすべく、三又神経中脳路核の細胞のうち筋紡錘起源のものを記録し、咬筋の筋活動との相関をしらべた。このプロジェクトも苦勞のあと細胞を導出するのに成功し短期に完了した。45年4月学会発表し、目下論文準備中である。松波氏は眼球的随意運動発現におけるニューロン機構のうち動脈神経核周辺部のニューロン活動の解析を続けておられ目下ほぼ一区切りつく段階にある。45年4月時実教授が専任となられ、直後に病氣入院されたことは神経生理部門の研究推進にあたっては惜しみて余りある。その後の経過も順調とはいえず、1日も早く全快され、45年4月に計画された研究を始めていただきたいと思う。44年6～8月、National Institute of Health, Division of Clinical Neurophysiology, Head of E. V. Evarts を学術振興会の骨折りで犬山に迎えることが出来た。微小

電極法の技術面で研究レベルの向上、交流に役だっただけではなく、前頭葉内側部の機能の一面を将来しらべるきっかけをつくってくれた。彼の外国人ばなれした上品で流暢な日本語を憶えている研究所内の人も多いことであろう。

46年4月～8月には、A. Iggo もやはり学術振興会の好意で招へいすることができた。彼に協力する共同研究員として小川尚氏(熊本大学 医学部生理助手)が滞在、知覚神経の性質をブタオザルでしらべられた。小川氏はその後、カニクイザルの味覚に関する研究を続けておられる。Iggo の来日はサルでの感覚生理学の発展に寄与したものと思われる。

神経生理研究部門の近い将来像

当面行なわれている研究が継続してデータを集めても霊長類学のなかで総合的に理解できる程にはならないだろうと筆者には思われる。しかしデータ集めの努力がその方向に向って進められていることは間違いない。感覚生理学の核は近い将来に是非つくらねばならない。霊長類学を構成するのに欠くことのできない重要な分野と考えるからである。ニホンザルでの生態学的研究との結節点を求め、群れのサル(室内、放飼場、野外)のうちの一部の脳を破壊し、その脱落症状をしらべ、その脳の部分の働きを集団の中でしらべ、さらに野外のアレメーター法でニューロン活動、その他を記録するような研究については、実は42年8月まだ犬山に研究所が建っていない時期、はっきりした計画もなく、河合氏に協力を依頼したが実現しなかったといういきさつがある。(目下、このためにさくエネルギーは筆者にはない。)しかしこのような研究は今では神経生理学の中に含めるよりも、生理学的心理学の中で成長させる方がよさそうである。神経生理学は過去15年間の超微小電極法に個々の神経細胞の働きについてのかなりの知識をえた。筆者を含めて多くの神経生理学者はそれをもとにして、それらが実際に働くとき、どうなっているかをときあかすことに魅力を感じている。とりだされた1つの細胞活動の性質をいくらしらべてもその生理学的機能(コントロールシステム内での役割)はわからない。従って脳の破壊後におこる行動の変化をしらべ、対応関係をしらべるやり方は神経生理学から成長分化していく方がより重要に思える。